第24卷 第1期　　昆 虫 学 报　　Vol. 24, No. 1
1981 年 2 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Feb., 1981

群落多样性测定及其应用的探讨

金翠霞　吴 亚
(中国科学院西北高原生物所)

生物群落的多样性涉及其稳定性和生产力，与人类的生存和发展紧密相关，因而成为现代生态学的中心课题之一。近年来，此类资料在国外生态学文献中俯拾皆是，各种测定多样性的方法也应运而生，从概率论到信息论的各种计算公式不断渗透到生态学中来。但是，对各种计算公式的效用，对多样性与丰富度、稳定性等等的关系，看法并不一致。因此，有必要首先检验一下各种测定多样性公式的有效性，然后才能根据比较切合实际的测定结果，探讨与其它群落特性及环境的关系。现根据近几年从事群落生态学研究的结果，着重检验几种常用的多样性计算法，介绍国外有关学者的观点并提出我们的看法。其目的在于求得国内外同人的共同磋商，以期明确现在生态学中的某些方法和概念问题。

运用多样性指数测定群落结构的多样性，最早是由 Fisher, Corbet & Williams (1943) 提出的。后来 Simpson (1949) 提出集中性指数 α, α 是事件的“期望共性”，而 $1-\alpha$ 可用以表示多样性指数 D，即

$$D = \frac{N(N-1)}{\Sigma_{n_i(n_i-1)}}$$

(N = 所有种类个体总数; n_i = 第 i 种的个体数。)

至五十年代，MacArthur (1955) 及 Margalef (1958) 将第二次世界大战期间发展起来的信息论用于生态学研究，他们采用 Shannon Wiener 的公式测定多样性，

$$H' = -\Sigma p_i \ln p_i$$

式中 p_i 为第 i 种个体占个体总数的比例。此后很多作者都运用这个公式分析昆虫群落结构。Pielou (1975) 根据不同分类学等级对多样性的作用程度不同的观点，推荐运用等级多样性来测定群落多样性，公式为：$H'(SGF) = H'(F) + H'(G) + H'(S)$ 式中 $H'(F)$、$H'(G)$、$H'(S)$ 分别为科级、属级和种级的多样性指数。各级多样性指数仍用 Shannon-Wiener 公式计算。

由于稳定性与食物网的环节数目有关 (MacArthur 1955, Leigh 1965)，而且由于这种环节包含了种间的相遇，因此 Hurlbert (1971) 在评述了多样性指数应用中的混乱状况后，提出用种间相遇机率 (PIE) 来测定群落的多样性和稳定性，

$$PIE = \sum_{i=1}^{s} \left(\frac{N_i}{N}\right)\left(\frac{N - N_i}{N-1}\right)$$

式中 s = 种类数，N_i = 第 i 种个体数，$N = \Sigma N_i$ = 群落的个体总数。虽然不少学者很

本文于 1979 年 6 月收到。
作者现在工作单位：江苏省农科院植保所。

重视 Hurlbert 的意见(如 Matthews 1976, Pielou 1975 等)，然而却很少加以应用，大多仍运用 Shannon-Wiener 指数进行分析。

地球上昆虫的种类成倍地多于其它动物或植物的种类数，以前估计地球上昆虫种类数约一百万种，而 Matthews (1976) 认为这种估计过低，昆虫的生物种类应该是四百万到一千万种左右；加之它们具有独特的适应机能，对环境有较灵敏的反应，因而在不同的环境中出现不同的种类和数量分布，以致其群落结构具有更高的复杂性；所以，对昆虫群落作多样性分析是颇有意义的。

近几年来对荒漠生态系统和草甸生态系统的昆虫群落调查表明，双翅目的科数占总科数的 23.73%，个体数占总数的 62.78%，现仅就 1975—1976 年的蝇类资料作多样性分析，并就几种测定方法作些比较。

一、几种多样性指数测定方法的比较

Liljelund, Lars-Erik (1977) 通过对假设的种类数量分布作计算，讨论了五种多样性指数 (Shannon 的 H', Brilloim 的 H, Simpson 的 D, Hurlbert 的 PIE, McIntosh 的 M) 和二种均匀性测定 (J' 和 V') 但是未从生物学和生态学的观点进行阐述。根据草甸昆虫分布的特点，为了选择较合适的测定法，采用 Simpson (1949) 多样性指数 D、Shannon-Wiener 的多样性指数 H'、Pielou (1975) 的等级多样性以及 Hurlbert (1971) 的相遇机率 (PIE) 等几种方法，对青海省海北草甸生态系统中的蝇类群落进行对比分析，结果(表 1) 表明，Simpson 指数D值和相遇机率 PIE 值的序列一致，Shannon-Wiener 指数 H' 值和等级多样性指数值的序列一致。其原因可能在于前二者是基于概率论的指数，即出现机率越高的种类，在指数中占的比例也越大，因而是直接以各个种类的数量为基础的。所以在实际应用中，D值与 PIE 值具有同样的效用。后二者是基于信息论的指数，它们是以各类昆虫所反应的信息多寡为基础的，这种信息包括种类数以及各个种类分布状况的不定度；当种类数越多，分布越均匀，则不定度增加，从而多样性指数值也越高，所以在实

表 1　海北草甸生态系统不同生境蝇类的四种多样性指数

生境类型	多样性指数							
	H'		$H'(F)+H'(GS)$*		D		PIE	
	值	序列	值	序列	值	序列	值	序列
灌丛草甸	2.8806	3	3.5257	3	7.7595	4	0.8695	4
滩地草甸	3.0450	2	3.7403	2	6.6374	5	0.8664	5
沼泽化草甸	3.1755	1	3.8975	1	10.1266	1	0.9019	1
山顶草甸	2.6201	5	3.2462	5	9.3383	2	0.8938	2
山坡草甸	2.8672	4	3.4999	4	9.2884	3	0.8930	3
下乌兰禾本科农田	2.1748	7	2.5242	7	3.3864	9	0.7048	9
下乌兰其它作物农田	2.2609	6	2.6604	6	4.2927	7	0.7667	7
四牙合禾本科农田	1.8098	8	2.1891	8	4.6875	6	0.7867	6
四牙合其它作物农田	1.7454	9	2.1138	9	3.4211	8	0.7080	8

* 由于鉴定困难，仅分为科级和属、种级二个等级计算。

际应用中，H' 与等级多样性具有同样的效用。但等级多样性扩大或缩小了不同生境之间 H' 值的差距，使生境之间的差异程度更为明显，就这一点而言，采用等级多样性指数比采用不分等级的 H' 更合适。但是，由于昆虫种类繁多，要将各种生境，特别是丰富度高的生境里的所有昆虫全部鉴定到种，在目前条件下是很困难的。因此，所谓等级多样性，实质上仍免不了不分等级的成分。

作为一个多样性指数，希望具有三种特性：(1) 对所给定的种类数 s，当每一种的个体数均等于 p_i 时，即 $p_i = 1/s$，则具有最大多样性指数值，这样的群落称为完全均匀的群落；(2) 在二个完全均匀的群落里，具有较多种类的群落具有较高的多样性指数值；(3) 当一个群落中的个体可以分属于不同等级的分类单位时，则不同等级的多样性指数值的和即为该群落的多样性指数。这三种特性中的前二种在上述各类多样性测定法中均存在，第三条特性则仅见于 Shannon-Wiener 指数；作为一个多样性指数，这一条是相当重要的，因为属于不同科属的种类之间的差异显然比属于同一属的种类之间的差异大，多样性也应较高。要达到这种区别，只能用 Shannon-Wiener 指数来测定等级多样性。

最后，也是最主要的一点是，我们要求所测定的结果尽量符合客观实际。这必须以野外调查材料和直观经验为基础，具体的环境条件，特别是植被的种类和多度，以及人为的干扰等，与昆虫的关系非常密切。根据调查分析，沼泽化草甸生长着茂密的湿、中生植物，覆盖度 95% 左右，包括高低不一的微地形，在总数为 358 属、种的昆虫中，它占有 197 属种，且无突出的优势种类，其多样性指数应是最高的；滩地草甸和灌丛草甸环境的复杂性仅次于沼泽化草甸，昆虫的优势种突出程度亦较沼泽化草甸高，故它们的种类多样性指数亦应仅次于沼泽化草甸；农田系原来的草甸经开垦定居种植，植被种类单纯，人为影响大，昆虫的优势种类突出，且随种植年限的延长而更甚，因而农田的多样性值应低于草甸；种植年限长的四牙合农田(开垦二十年)应比年限较短(十五年以下)的下乌兰农田多样性指数低。综上所述，Shannon-Wiener 指数和等级多样性指数比较符合实际情况。因此认为采用 Shannon-Wiener 指数或等级多样性指数较为合适。

二、均匀性测定方法

一个群落的多样性依赖于两个方面，即种类数（或叫丰富度）以及个体在各个种类中分布的均匀性，因此，运用多样性指数来描述群落是这二个要素的混合分析。群落的丰富度可以直接由调查到的种类数 (s) 获得，剩下的是均匀性的测定。

种类均匀性 (j') 通常定义为实测的多样性与最大多样性 (H'_{max}) 的比例 (Hurlbert 1971; Pielou 1975) 即

$$j = \frac{H'}{H'_{max}}$$

根据 Shannon-Wiener 指数公式，$H'_{max} = -\sum \frac{1}{s} \ln \frac{1}{s} = \ln s$（$s$ 为种类数）。

因此，

$$j = \frac{H'}{\ln s}。$$

Hurlbert (1971) DeBenedictis (1973) 考虑到所提供的个体数 (N) 和种类数 (s) 存在最小和最大可能的 H' 值的事实，提出了测定均匀性的改良方法，即当 s 个种类中，$s-1$ 个种类都只有一个个体组成时，则出现最小多样性值 (H'_{min})。因此，可用下述公式来测定均匀性 (V')：

$$V' = \frac{H' - H'_{min}}{H'_{max} - H'_{min}}$$

当 $N \to \infty$ 时，则 $\lim_{N\to\infty} H'_{min} = 0$，因此 $V' = j'$，上述二个公式趋于相同。

三、荒漠与草甸蝇类群落结构的分析

运用多样性、均匀性、丰富度等指标，具体分析海西柴达木盆地荒漠生态系统和海北草甸生态系统蝇类群落，结果见表 2、从表中可以看出：

表 2　草甸生态系统和荒漠生态系统各生境蝇类群落的多样性、均匀性及丰富度

地点	生境	H'		V'		S	
		值	序列	值	序列	值	序列
海北草甸	灌丛草甸	2.8806	3	0.6001	5	90	2
	滩地草甸	3.0450	2	0.6803	2	71	3
	沼泽化草甸	3.1755	1	0.6313	3	98	1
	山顶草甸	2.6201	5	0.7247	1	25	7
	山坡草甸	2.8672	4	0.6260	4	69	4
	下乌兰禾本科农田	2.1748	7	0.4899	7	38	5
	下乌兰其它作物农田	2.2609	6	0.5578	6	28	6
	四牙合禾本科农田	1.8098	8	0.4258	8	10	9
	四牙合其它作物农田	1.7454	9	0.4050	9	15	8
海西荒漠	柽柳、枸杞、芦苇荒漠	1.9206	4	0.7356	1	8	6
	白刺、芦苇荒漠	2.0433	3	0.6078	4	14	4
	开垦一年小麦田	2.2351	1	0.6294	3	20	1
	开垦五年小麦田	2.2128	2	0.6940	2	19	2
	开垦十年小麦田	1.3606	5	0.4237	5	16	3
	豌豆田(开垦十年以上)	1.1603	6	0.3878	6	12	5

1. 草甸蝇类的多样性和丰富度高于荒漠，表明其生境复杂，具备蝇类等多种生物繁育的条件；而荒漠条件较恶劣，成为多种生物的限制因素。

2. 平坦草甸（包括灌丛草甸、滩地草甸和沼泽化草甸）蝇类多样性与丰富度均高于山地草甸，前者植被种类丰富，生长茂盛，气候条件也较为稳定，是牲畜放牧及其粪便等遗弃物的主要场所，适于蝇类孳生；后者植被比较简单，盖度较低，且气候变化较大。

3. 沼泽化草甸的丰富度和多样性均最高，表明这是当地最适于蝇类生存活动的生境。

4. 柽柳、枸杞、芦苇荒漠是所有生境中最恶劣的一类生境，因而，除农田外，其丰富度和多样性均最低。

5. 荒漠和草甸的各类生境受人为干扰少，比较接近自然状态，各类昆虫数量分布较均

匀，因而其均匀性相差不太大，而农田的均匀性明显低于草甸与荒漠。

6. 就农田而言，开垦十年以上的农田，其多样性，丰富度及均匀性均低于附近荒漠或草甸，而开垦时间较短的农田（如开垦一年和五年的小麦田），其多样性、丰富度却较邻近荒漠高，这表明荒漠和草甸开垦为农田后，昆虫群落结构逐步演替的过程，在新垦农田，原有荒漠（或草甸）的部分种类尚未消失，而新的农田昆虫正在逐步兴起，以致其丰富度和多样性暂时有所增高；随着农田耕作年限的延长，由于植被种类单纯，加之各种管理措施，迫使一些适于荒漠、草甸的昆虫类群退出农田，而少数农田种类突出起来，因而其多样性、丰富度和均匀性均下降。

四、讨 论

（一）多样性与丰富度和均匀性的关系

一些作者曾将种类多样性作为种类丰富度的同义语，或至少认为种类丰富度可作为种类多样性的一种测定（MacArthur 1965; Wittaker 1965; Paine 1966; Pianka 1966, 1967; Hutchinson 1967; Hassler & Sanders 1967; 等），这就容易引起一些混乱，如表 2 所列，灌丛草甸的种类丰富度（90）高于滩地草甸（71），而前者的多样性却低于后者；同样，从丰富度来看，下乌兰禾本科农田高于其它作物农田，四牙合其它作物农田高于禾本科农田，而它们的多样性均为后者高于前者。

一般说来，丰富度特别高的群落，其多样性指数偏高；反之，则偏低（见表 2）。相关分析表明，在草甸生态系统中，二者相关是极显著的，$r = 0.897$，$p < 0.01$；然而在荒漠生态系统中，二者相关却不显著，$r = 0.319$，$p > 0.05$，说明丰富度不能等于多样性。另一方面，从表 2 还可看到，均匀性特别低的群落，其多样性值也低。正如前面所提到的，群落的多样性是群落的丰富度和均匀性的函数，二个要素均影响到整个群落的多样性，因此不能单纯以某一个要素代替整个多样性。

（二）多样性与稳定性

群落的稳定性指的是它对外部干扰的抵抗性能。影响群落稳定性的因素很多，多样性只是其中的一个重要因素，其它如食物网络的复杂性与网结的多寡，种群在群落中的作用，群落的发育阶段以及群落所处环境（有机的和无机的）的稳定程度等。一般说来，网络的复杂性与网结的数量有关，而网结的多少实质上是群落的丰富度问题，它是多样性的一个组成成分，因此，多样性在一定程度上反映了群落的稳定性。但是，在某些情况下，由于存在较多具有强选择性的种类，如具有较多的专一性寄生种类，导致单一的食物链索，使整个网络系统趋于简单化，因此，网结的多少不能完全决定网络的复杂程度；群落稳定性本身就是群落发育阶段的一个指标，这也与群落所处环境的稳定程度有关。例如，与农田相比，荒漠生境受人为干扰少，演化历史长，处于比较稳定的状态，因此，昆虫群落也比农田稳定。一旦开垦为农田，生境改变了，昆虫群落也随之发生急剧的变化，产生了不稳定性。这种不稳定性往往是农业害虫大发生频率较高的原因之一。

由此可见，群落的多样性在一定程度上反映了它的稳定性，但又不完全等于它的稳定性；多样性只是群落稳定性的一个尺度，但不是唯一的测定标准。

（三）多样性和种群在群落中的重要性

由于多样性的定义并没有包含种群在群落中的作用，因此埋怨多样性对于在生态系统中起相当作用的稀有种不敏感，是没有必要的。事实上，一个种群在群落或生态系统中的作用，并不完全由它对多样性指数值的“贡献”大小来决定。有些种类的数量（或生物量）虽然不多。但却起着相当的作用。例如，美国东部松林里的一种菌（栗疫菌 *Endothia parasitica*）以及澳大利亚奎因士兰一种吃仙人掌的蛾（*Cactobla coctorum*），其生产力很低，但它们在各自生态系统的结构和功能上却有较大的作用，这种作用只有在移去这个种类时才能明显反映出来（Hurlbert 1971）。因此，一个种在群落或生态系统中的重要性，主要应根据它在物质、能量转换中的地位来分析，无疑这是一个值得深入探讨的课题。

参 考 文 献

吴亚 金翠霞 1978 荒漠开垦与昆虫群落演替 昆虫学报 **21**(4):393—406
吴亚 金翠霞 1980 草甸昆虫群落及其空间与时间结构 昆虫学报 **23**(2):156—66
Cox, George W. 1962 Laboratory manual of general ecology. Dubuque, Iowa. U.S.A.
Hill, M. O. 1973 Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology* **54** (2):427—32
Hurlbert, Stuart H. 1971 The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* **52**(4):577—86
Liljelund, Lars-Erik 1977 Diversity indices: A review. *Sven. Bot Tidskr* **71**(2):165—8
Matthews, E. G. 1976 Insect ecology. University of Queensland Press p. 100—11
Pielou, E. C. 1975 Ecology diversity. John Wiley & Sons, New York p. 1—18
Price, Peter W. 1975 Insect ecology. John Wiley & Sons, New York p. 371—87
Routledge, R. D. 1977 On Whittaker's components of diversity. *Ecology* **58**(5):1120—7
Simpson, E. H. 1949 Measurement of diversity. *Nature* **163**: 688
Whittaker, R. H. 1965 Dominance and diversity in land plant communities. Numerical relations of species express the importance of competetion in community. *Science* **147**: 250—60
Wielgolaski, F. E. 1975 Fannoscandian tundra ecosystems. Part 2. Animals and systems analysis. Springer-Verlag Berlin Heidelberg

A STUDY ON THE MEASUREMENTS OF COMMUNITY DIVERSITY AND THEIR APPLICATION

Chin Tsui-shia Wu Yar
(*Northwestern Plateau Institute of Biology, Academic Sinica*)

Four measurements of community diversity (Simpson's D, Hurlbert's PIE. Shannon-Wiener's H' and Pielou's hierarchical diversity) are compared in this paper. As a result it is more available for us to use the Shannon-Wiener's H' combined with richness (S) and evenness (V') to analyse the insect communities. The fly communities in desert- and meadow-ecosystem are then measured and analysed, and the relationships between the diversity and richness, evenness, stability and the importance of population in community are discussed. It is concluded that the diversity is the function of richness and evenness, so richness cannot replace diversity; and diversity may represent the stability of community to a certain extent, but the former cannot be used to in place of the latter.